

华山新麦草和鹅观草属两个 种间物种生物学研究*

孙根楼 杨俊良 颜 济

(四川农业大学小麦研究所, 都江堰市 611830)

A BIOSYSTEMATIC STUDY ON HYBRIDS BETWEEN *PSATHYROSTACHYS HUASHANICA* AND TWO SPECIES OF *ROEGNERIA*

SUN GEN-LOU YANG JUN-LIANG YEN CHI

(Triticeae Research Institute, Sichuan Agricultural University, Dujiangyan, Sichuan, 611830)

Abstract Intergeneric crosses were made between *Psathyrostachys huashanica* ($2n=14$, NN) and two *Roegneria* species, namely, *R. ciliaris* ($2n=28$, SSYY), and *R. tsukushiensis* ($2n=42$, SSHYY). Two combinations of *P. huashanica* crossed with *R. ciliaris* and *R. tsukushiensis* produced adult hybrid plants. Although completely sterile, the hybrid plants developed rather vigorously, and were morphologically intermediate between the two parents. Two spikelets per node in part were observed in hybrids, which evidently came from *P. huashanica*. The chromosome configurations of *R. ciliaris* × *P. huashanica* and *R. tsukushiensis* × *P. huashanica* were $20.73 \text{ I} + 0.318 \text{ II}$, $24.80 \text{ I} + 1.578 \text{ II} + 0.012 \text{ III}$, respectively. Polypolar division was found at anaphase I in meiosis of two hybrids. Abnormal meiosis in two hybrids was observed. The chromosome pairing indicates that there is only a little chromosome homoeology between “N” genome of *P. huashanica* and “S”, “Y” or “H” genomes of *R. ciliaris* and *R. tsukushiensis*.

Key words *Psathyrostachys huashanica*; *Roegneria tsukushiensis*; *R. ciliaris*; Genome analysis.

摘要 通过华山新麦草($2n=14$, NN)和鹅观草属的两个种(纤毛鹅观草($2n=28$ SY)和鹅观草($2n=42$ SHY))属间杂交, 两个组合均得到生长健壮的植株。杂种 F_1 形态上均为双亲的中间型。纤毛鹅观草 × 华山新麦草和鹅观草 × 华山新麦草杂种 F_1 染色体配对构型分别为: $20.73 \text{ I} + 0.318 \text{ II}$, $24.80 \text{ I} + 1.57 \text{ II} + 0.012 \text{ III}$ 。后期 I 均出现多极分离。两个组合均发现减数分裂过程异常现象。两个组合染色体配对频率表明, 华山新麦草的 N 染色体组同鹅观草属的 S、

* 本研究由国家自然科学基金与FAO的IBPGR资助。

Y 或 H 染色体组间存在很小的部分同源性, 它们间的亲缘关系甚远。

关键词 华山新麦草; 鹅观草; 纤毛鹅观草; 染色体组分析

新麦草属是小麦族中较小的属, 大约有 8 个种, 均为二倍体。主要分布在欧亚内陆, 从中东和俄罗斯横跨中亚到中国北部和内蒙古(耿以礼 1959; Tzvele 1983; Dewey 1984)。华山新麦草是中国特有的小麦族禾草, 仅分布于我国陕西华山, 含有 N^b 染色体组(Lu et al. 1989)。

鹅观草属是小麦族植物中种类最多的一个属, 全世界约有 120 种, 我国现知有 70 种、22 变种及 1 变型(郭本兆等 1987)。Roegneria tsukushiensis (Honda) B. R. Lu, Ten et J. L. Yang (卢宝荣等 1988)(Syn.: *R. kamoji*, *Agropyron kamoji*, *A. tsukushiensis* var. *transiens*) 和 *R. ciliaris* (Trin.) Nevski 广泛地分布于中国、日本和朝鲜(卢宝荣等 1988)。它们分别含有 SSHYY、SSYY 染色体组(Dewey 1984)。为了研究新麦草属的 N 染色体组同鹅观草属的 S、Y 和 H 染色体组间亲缘关系, 我们进行了 *Psathyrostachys huashanica* 同 *R. tsukushiensis* 和 *R. ciliaris* 间杂交。种子分成两份, 一份由卢宝荣带到瑞典进行试验。对 *R. tsukushiensis* × *P. huashanica* 杂种的细胞遗传学作了报道(Lu 1991)。另一份留在四川农业大学小麦研究所, 对它我们也进行了研究, 本文对两个组合的杂种形态学和细胞遗传学进行报道, 特别是 *R. ciliaris* × *P. huashanica* 杂种的形态学和细胞遗传学内容为首次报道。

材 料 和 方 法

供试材料(表 1)采自各地并引种栽培于四川农业大学小麦研究所。

Roegneria tsukushiensis 和 *R. ciliaris* 作母本, 进行人工去雄, 授以 *Psathyrostachys huashanica* 的花粉。授粉后 1 天喷洒 80mg/L 赤霉素。统计杂交结实率, 收获杂种干燥保存。播期将杂种在培养皿内于 25℃ 恒温下发芽, 统计杂种发芽率, 并播种于盆内。

表 1 供试材料来源

Table 1 The origins of *Psathyrostachys huashanica* and the *Roegneria* species used in intergeneric hybridizations

| 种 Species | 编号 No. | 采集人 Collector | 地点 Locality |
|-------------------------|-----------|------------------|---------------------------------|
| <i>P. huashanica</i> | 85-388 | Yang et al. | Huashan pass, Shanxi Province |
| <i>R. ciliaris</i> | 85-93 | Yang et al. | Zhengzhou, Henan Province |
| | 85-94 | Yang et al. | Yangling, Shanxi Province |
| | 85-199 | Yang et al. | Ya'an, Sichuan Province |
| | 85-147 | Yang et al. | Xinwen, Yibin, Sichuan Province |
| <i>R. tsukushiensis</i> | 85-149 | Yang et al. | Cuepingshan, Yibin, Sichuan |
| | 85-151 | Yang et al. | Ya'an, Sichuan Province |
| | 85-152 | Yang et al. | Ya'an, Sichuan Province |
| | | | |

The vouchers are presented in Triticeae Research Institute, Sichuan Agricultural University (SAUTI)

杂种和亲本孕穗期取处于减数分裂盛期的幼穗固定, 以醋酸洋红染色压片, 观察并统计杂种 F₁ 及亲本花粉母细胞减数分裂 MI 染色体配对行为。对亲本和杂种 F₁ 进行了形态特征的比较。

杂种和亲本凭证标本存于四川农业大学小麦研究所标本室。

结 果

(一) 属间杂种的产生

杂交结果见表 2。 *R. tsukushiensis* × *P. huashanica* 和 *R. ciliaris* × *P. huashanica* 的杂交结实率分别为 45.0 — 67.5% (平均为 57.2%)、20.3 — 63.6% (平均为 49.1%)。 *R. tsukushiensis* 的不同居群同 *P. huashanica* 的杂交结实率差异不大, 而 *R. ciliaris* 的不同居群同 *P. huashanica* 的杂交结实率差异很大。两个组合杂种发芽很困难。发芽率在同一组合不同居群间也极不相同。两组合均得到生长旺盛的植株。

(二) 形态学比较

R. tsukushiensis × *P. huashanica* 和 *R. ciliaris* × *P. huashanica* F₁ 穗部特征见图

表 2 华山新麦草和鹅观草属间杂交结果

Table 2 Results of intergeneric hybridization between *P. huashanica* and *Roegneria* species

| 杂交组合 Combinations | 授粉小花数 No. of florets pollinated | 结实率 Seed set | | 发芽率 Seed germinated | |
|--|---------------------------------------|-----------------|------|------------------------|------|
| | | Seed set | | Seed germinated | |
| | | No. | % | No. | % |
| <i>R. ciliaris</i> 93 × <i>P. huashanica</i> | 74 | 15 | 20.3 | 0 | 0 |
| <i>R. ciliaris</i> 94 × <i>P. huashanica</i> | 168 | 107 | 63.6 | 3 | 2.8 |
| <i>R. ciliaris</i> 199 × <i>P. huashanica</i> | 30 | 19 | 63.3 | 1 | 5.3 |
| $\bar{X} =$ | | | 49.1 | | 2.7 |
| <i>R. tsukushiensis</i> 151 × <i>P. huashanica</i> | 132 | 69 | 52.3 | 2 | 2.9 |
| <i>R. tsukushiensis</i> 152 × <i>P. huashanica</i> | 64 | 41 | 64.1 | 2 | 4.9 |
| <i>R. tsukushiensis</i> 147 × <i>P. huashanica</i> | 80 | 54 | 67.5 | 3 | 5.5 |
| <i>R. tsukushiensis</i> 149 × <i>P. huashanica</i> | 20 | 9 | 45.0 | 2 | 22.2 |
| $\bar{X} =$ | | | 57.2 | | 8.9 |

版 1: 1 — 4。亲本和杂种 F₁ 7 个形态性状观测统计结果列于表 3。 *R. tsukushiensis* × *P. huashanica* 所考察性状除外稃稃体长度超过双亲、外稃芒长低于双亲外, 其它性状也趋于中间型。两个杂交组合同母本 *R. tsukushiensis* 和 *R. ciliaris* 最明显的区别在于在穗的部分节上出现了双小穗, 花药明显增长, 颖变得狭小。这些特征来源于父本 *P. huashanica*。

(三) 杂种和双亲的细胞学观察

花粉母细胞减数分裂观察表明, *R. ciliaris* × *P. huashanica* 减数分裂前期出现异常现象, 中期 I 部分细胞的染色体数超过预期的 21 条。 *R. tsukushiensis* × *P. huashanica* 减数分裂中期 I 以后的时期出现有核穿壁等不正常现象。有关这两个组合中出现的异常现象将另文报道。本文就两个组合减数分裂中期 I 出现预期染色体数的细胞进行染色体配对行为分析, 以研究 *P. huashanica* 的 N 染色体组同 *R. tsukushiensis* 的 S、H、Y 和 *R. ciliaris* 的 S、Y 染色体组间的亲缘关系。

亲本及杂种 F₁ 花粉母细胞减数分裂中期 I 染色体配对行为列于表 4, 染色体构型见图版 2: 5 — 12。

亲本花粉母细胞减数分裂中期 I 染色体配对正常(表 4, 图版 2: 5、6、7)。在 *R. tsukushiensis* 和 *R. ciliaris* 中偶而发现有少量单价体, 平均每个细胞分别为 0.28 和

表 3 亲本及杂种形态特性观测结果

Table 3. The observed results for parents and their F₁ hybrids (cm)

| 品系 Strains | 每节着生1个 小穗的比率 | 颖长 | | 外稃长 | | 内稃 | 花药 |
|---|-----------------|------------------|----------------|-----------------|----------------|-----------------|-----------------|
| | Ratio of 1 | Length of glume* | | Length of lemma | | 长度 | 长度 |
| | spikelet | 第一 | 第二 | 稃体 | 稃芒 | Length of | Length of |
| | per node | Lower | Upper | Body | Awn | palea | anther |
| (%) | | | | | | | |
| <i>R. tsukushiensis</i> | 100 (0)** | 0.83± 0.19 | 0.94± 0.095 | 1.10± 0.082 | 4.08± 0.528 | 1.19± 0.082 | 0.142± 0.019 |
| <i>R. ciliaris</i> | 100 (0) | 0.74± 0.68 | 0.79± 0.058 | 0.78± 0.054 | 2.26± 0.292 | 0.65± 0.043 | 0.183± 0.017 |
| <i>P. huashanica</i> | 0 (100) | 1.45± 0.198 | 1.50± 0.452 | 1.00± 0.083 | 2.21± 0.312 | 1.05± 0.219 | 0.594± 0.036 |
| <i>R. tsukushiensis</i> × <i>P. huashanica</i> | 68.82 (31.18) | 1.29± 0.145 | 1.42± 0.122 | 1.05± 0.059 | 2.28± 0.162 | 1.08± 0.052 | 0.274± 0.043 |
| <i>P. ciliaris</i> × <i>P. huashanica</i> | 56.76 (42.34) | 0.821± 0.079 | 0.89± 0.073 | 1.04± 0.057 | 1.70± 0.198 | 0.878± 0.036 | 0.283± 0.027 |

* Including glume awn Length 包括颖芒

** Ratio of over 1 spikelets per node 括号内为每节上多于1个小穗的比率

0.04, 未观察到多价体。 *R. ciliaris* × *P. huashanica* 花粉母细胞减数分裂中期 I 出现大量的单价体, 平均每个细胞为 20.33 (图版 2: 9); 配对的二价体平均每个细胞为 0.318, 且全为棒形 (图版 2: 8)。未发现多价体。后期 I 出现多极分离 (图版 2: 9)。

表 4 亲本及杂种减数分裂中期 I 染色体配对情况

Table 4 Meiotic pairing at MI in parents and their F₁ hybrids

| 亲本和杂种 Parents and hybrids | 观察细胞数 No. of cells | I | II | | | III | IV | 平均每个细 胞交叉数 Chiasmata per cell |
|---|-----------------------|------------------|------------------|------------------|----------------|-------|----|--|
| | | | Total | rings | rods | | | |
| <i>R. ciliaris</i> | 53 | 0.04 (0—2) | 14.06 (13—14) | 12.38 (9—14) | 1.68 (0—5) | — | — | 26.44 |
| <i>R. tsukushiensis</i> | 50 | 0.28 (0—2) | 20.86 (20—21) | 20.40 (19—21) | 0.46 (0—2) | — | — | 41.24 |
| <i>P. huashanica</i> | 37 | 0 | 7.00 (7) | 3.81 (1—7) | 3.19 (0—5) | | | 10.81 |
| <i>R. ciliaris</i> × <i>P. huashanica</i> | 66 | 20.33 (15—21) | 0.318 (0—3) | 0 | 0.318 (0—3) | — | — | 0.318 |
| <i>R. tsukushiensis</i> × <i>P. huashanica</i> | 86 | 24.80 (18—28) | 1.578 (0—5) | 0.058 (0—2) | 1.52 (0—5) | 0.012 | — | 1.66 |

四分体期发现大量微核。*R. tsukushiensis* × *P. huashanica* 花粉母细胞减数分裂中期 I 染色体构型为: 24.80I + 1.578 II + 0.012 III。(图版 2: 10, 11, 12)。后期 I 出现多极分离(图版 2: 11), 四分体期出现大量微核。

讨 论

P. huashanica 分别和 *R. ciliaris* 及 *R. tsukushiensis* 的属间杂种的形态特征趋于中间型, 同母本 *R. tsukushiensis* 和 *R. ciliaris* 最明显的区别在于在穗的部分节上出现双小穗。该特征来源于父本 *P. huashanica*。杂种这一主要特征在 Lu (1991) 的文章中未见有报道。

杂种在减数分裂期间染色体配对规律, 反映物种之间染色体的同源程度。有关 *P. huashanica* 同小麦族中其它种的杂交组合的报道不多。仅有 *P. huashanica* × *Secale cereale* L., *P. huashanica* × *S. montanum* 这两个组合由于出现多核体和不减数分裂而未进行染色体配对分析(Wang 1987, 1988), *P. huashanica* × *Pseudoroegneria cognata*, *P. huashanica* × *Pseudoroegneria spicata* ssp. *inermis* 染色体配对频率分别为 1.34 和 1.97 (Wang 1987); *Triticum aestivum* × *P. huashanica*, 平均每个细胞交叉频率为 0.64 (孙根楼等 1992)。这些资料表明 *P. huashanica* 同这些种间具有很远的亲缘关系。

P. huashanica 含 N 染色体组(Lu et al. 1989), *R. ciliaris* 和 *R. tsukushiensis* 含有 SY 和 SHY 染色体组(Dewey 1984)。*R. tsukushiensis* × *P. huashanica* 减数分裂染色体配对频率同 Lu (1991) 报道的相一致。但他的文中未提及异常减数分裂现象, 而我们发现其减数分裂过程中出现有异常行为。*R. ciliaris* × *P. huashanica* 减数分裂染色体配对频率为平均每个细胞具 0.318 个二价体(0—3), 未发现多价体。这两个组合的配对频率比 Park & Walton (1990) 报道的 *Elymus canadensis* × *Psathyrostachys juncea* (NSH) 减数分裂染色体配对数(为 1.9—2.4 个二价体和少数多价体)低, 但比 Dewey (1967) 报道的 *Agropyron scribneri* (Syn: *Elymus scribneri*) × *Elymus juncea* (Syn: *Psathyrostachys juncea*) ($2n=21$, NSH) 减数分裂终变期均出现 21 个单价体, 仅部分细胞出现松散的端对端或边对边的联会频率高。Lu et al. (1989) 证明 *P. huashanica* 同 *P. juncea* 虽具相同的基本染色体组, 但它们之间也存在一定程度的分化。在本研究和 Park & Walton (1990) 的研究中, 很难区分 NSY, NSHY 和 NSH 是同源配对还是异源配对。Sakamoto (1964) 报道 *R. tsukushiensis* (= *E. tsukushiensis*) 的三单体减数分裂染色体配对频率为 0.05 个二价体(多达 3 个)。由此看出, *R. ciliaris* × *P. huashanica* 和 *R. tsukushiensis* × *P. huashanica* 这两个组合花粉母细胞减数分裂染色体配对除 S、Y、S、H、Y 间配对外, 或多或少出现有 N 同 S、或 H 间的配对, 表明 *P. huashanica* 的 N 染色体组同 S、Y 或 H 染色体组间存在很小的部分同源性。

参 考 文 献

- [1] 卢宝荣、颜济和杨俊良, 1988: 鹅观草属三个种的染色体组分析与同工酶分析。云南植物研究, 10 (3): 261—270。

- [2] 卢宝荣、颜济和杨俊良, 1990: 分布于日本和中国的鹅观草及其杂种的形态学和细胞学研究. 云南植物研究, 13 (3): 237 — 246.
- [3] 孙根楼、颜济和杨俊良, 1992: 普通小麦和新麦草属间杂种的产生及细胞遗传学研究. 遗传学报 19 (4): 322 — 326.
- [4] 耿以礼, 1959: 中国主要植物图说——禾本科. 科学出版社, 北京. 435 — 438 页.
- [5] 郭本兆等, 1987: 中国植物志. 第 9 卷 3 分册. 科学出版社, 北京. 51 — 104 页.
- [6] Dewey, D. R., 1967: Synthetic hybrids of *Agropyron scribneri* × *Elymus junceus*. *Bull. Torrey Bot. Club* 94: 388 — 395.
- [7] ———, 1984: The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial Triticeae. In: Gustafson, J. P. (ed.), *Gene Manipulation in Plant Improvement. Proc. 16th Stadler Genetics Symp., Columbia 1984*, pp 209 — 279.
- [8] Lu, B. R., Yen, C., Yang, J. L., 1989: Cytogenetic studies of the hybrid between *Psathyrostachys juncea* and *P. huashanica* (Poaceae). *Nord. J. Bot.*, 9 (1): 11 — 14.
- [9] Lu, B. R., 1991: Intergeneric crosses of *Psathyrostachys huashanica* with *Elymus* spp. and cytogenetic studies of the hybrids with *E. tsukushiensis* (Poaceae, Triticeae). *Nord. J. Bot.*, 11 (1): 27 — 32.
- [10] Park, C. H. & Walton, P. D., 1990: Intergeneric hybrids and an amphiploid between *Elymus canadensis* and *Psathyrostachys juncea*. *Euphytica*, 45: 217 — 222.
- [11] Sakamoto, S., 1964: Cytogenetic studies in the tribe Triticeae. I. A polyploid plant of *Agropyron tsukushiense* var. *transiens* Ohwi found in a state of nature. *Jap. J. Genet.*, 39 (6): 393 — 400.
- [12] Tzvelev, N. N., 1983: Tribe I. Triticeae. In: Federov, A. A. (ed.), *Grasses of The Soviet Union 1*. Oxonian Press, New Delhi & Calcutta, pp. 147 — 298.
- [13] Wang, Richard R. C., 1987: Synthetic and natural hybrids of *Psathyrostachys huashanica*. *Genome*, 29: 811 — 816.
- [14] ———, 1988: Coenocytism, ameiosis, and chromosome diminution in intergeneric hybrids in the perennial Triticeae. *Genome*, 30: 766 — 775.

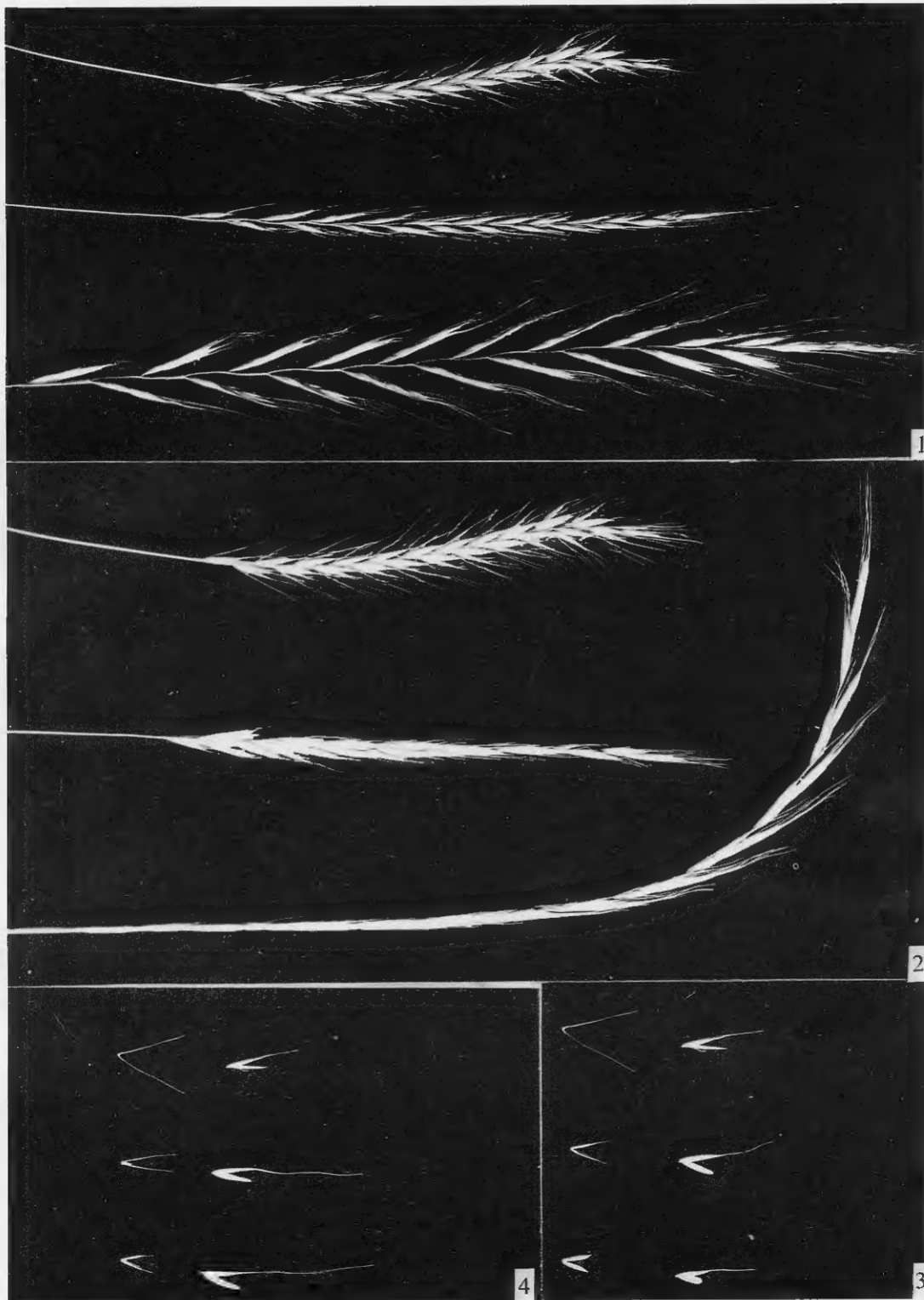
图版说明 Explanation of plates

- 图版 1 1. 华山新麦草(左)、鹅观草(右)和杂种(中)穗部特征;
2. 华山新麦草(左)、纤毛鹅观草(右)和杂种(中)穗部特征;
3. 纤毛鹅观草(右)、华山新麦草(左)和 F₁ 的颖(下)、内外稃(上);
4. 鹅观草(右)、华山新麦草(左)及 F₁ 的颖(下)、内外稃(上).

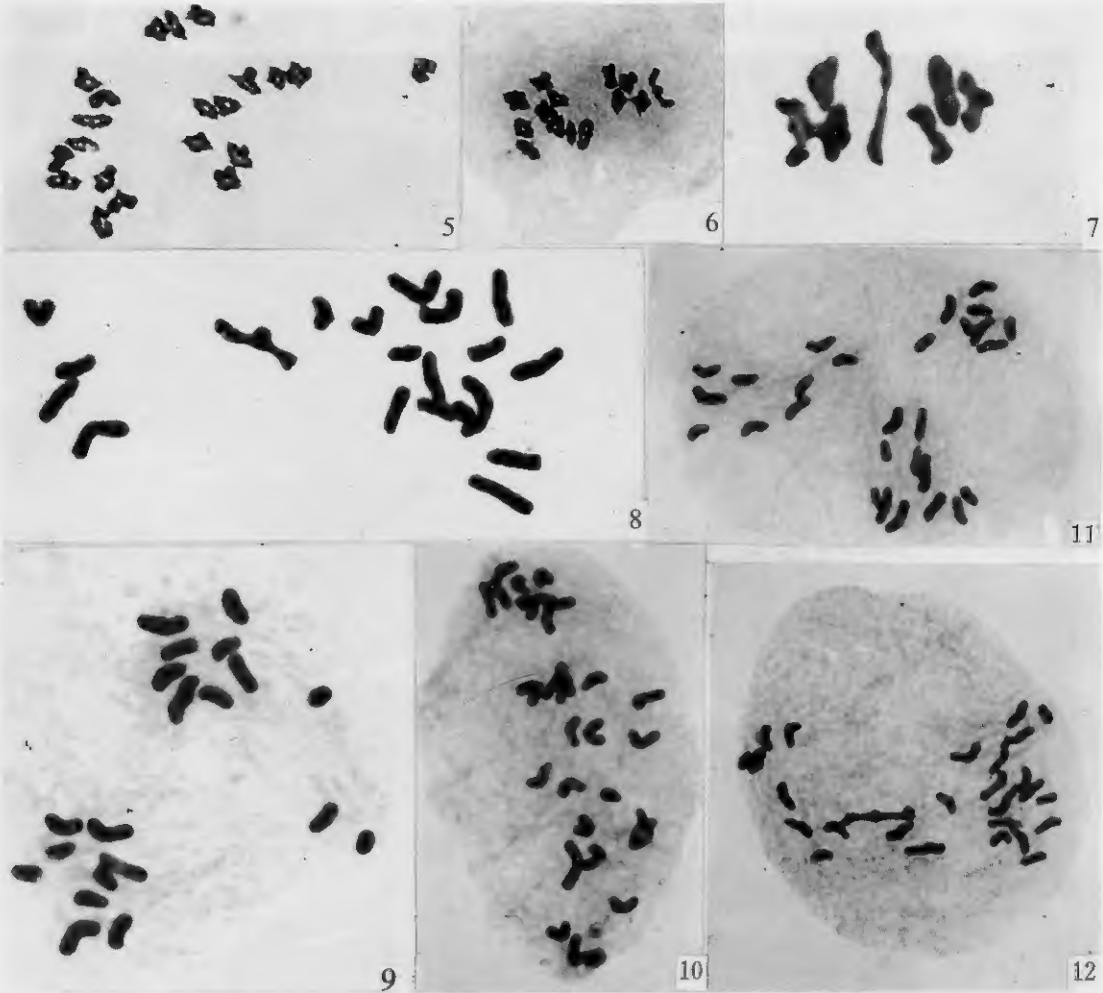
- 图版 2 5. 鹅观草减数分裂染色体配对行为 21II;
6. 纤毛鹅观草减数分裂染色体配对行为 14II;
7. 华山新麦草减数分裂染色体配对行为 7II;
8. 纤毛鹅观草 × 华山新麦草杂种 F₁ 示 19I + III;
9. 纤毛鹅观草 × 华山新麦草杂种 F₁ 减数分裂示 21I 和多极分离;
10. 鹅观草 × 华山新麦草杂种 F₁ 减数分裂示 28I;
11. 鹅观草 × 华山新麦草杂种 F₁ 减数分裂示 28I 和多极分离;
12. 鹅观草 × 华山新麦草杂种 F₁ 减数分裂 MI: 26I + III.

- Plate 1 1. Spikes of *R. tsukushiensis* (Right), *P. huashanica* (Left) and their F₁ (Middle);
2. Spikes of *R. ciliaris* (Right), *P. huashanica* (Left) and their F₁ (Middle);
3. Glumes, Lemmas and Paleas of *P. huashanica* (Left), *R. ciliaris* (Right) and their F₁ (Middle);
4. Glumes, Lemmas and Paleas of *P. huashanica* (Left), *R. tsukushiensis* (Right) and their F₁ (Middle);

- Plate 2 5. Chromosome pairing at MI of *R. tsukushiensis*;
6. Chromosome pairing at MI of *R. ciliaris*;
7. Chromosome pairing at MI of *P. huashanica*;
8. 19I + III of *R. ciliaris* × *P. huashanica*;
9. 21I and polyploid division of *R. ciliaris* × *P. huashanica*;
10. 28I of *R. tsukushiensis* × *P. huashanica*;
11. 28I and polyploid division of *R. tsukushiensis* × *P. huashanica*;
12. 26I + III of *R. tsukushiensis* × *P. huashanica*.



see explanation at the end of text



see explanation at the end of text